

И.А.Уткина, Т.Г.Донских
Уральский университет

ПРОХОЖДЕНИЕ ДЛИННОДНЕВНОЙ ФАЗЫ ИНДУКЦИИ ЦВЕТЕНИЯ
КОСТРЕЦА БЕЗОСТОГО В ГОД ПОСЕВА В СВЯЗИ С ОРГАНО-
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬЮ КОНУСА НАРАСТАНИЯ
ПОБЕГА

Кострец безостый по своей фотопериодической реакции отнесен к группе короткодневных растений (Киришин, 1972; Киришин, Стефанович, Жук, 1973; Киришин, Стефанович, 1983; Heide, 1984). В цикле его развития выделены ювенильный период, короткодневная и длиннодневная фазы индукции цветения. Установлена продолжительность этих фаз, а также критическая и оптимальная длительность фотопериода в суточном цикле. Показана зависимость продолжительности фаз индукции цветения от условий роста растений, обусловленных в первую очередь температурой в разные годы (Киришин, Стефанович, 1976; Киришин, Стефанович, Спицына, 1976).

Ранее нами изучена короткодневная фаза индукции цветения костреца безостого в связи с органообразовательной деятельностью верхушечной меристемы побега при разной освещенности (Уткина, Неклюдова, 1979; Киришин, Уткина, Балабичева, 1980). Сведения о длиннодневной фазе в цикле развития этого многолетнего злака в связи с листовообразовательной деятельностью конуса нарастания в литературе ограничены (Уткина, 1985).

Нами поставлена задача — проследить генеративное развитие костреца безостого сорт Свердловский-38 в год посева в зависимости от условий прохождения длиннодневной фазы индукции цветения под влиянием фотопериодических воздействий и освещенности и выявить связь с органообразовательной деятельностью верхушечной меристемы главного побега.

Опыт проводили в Ботаническом саду Уральского университета в 1979 году. Растения выращивали в глиняных сосудах, наполненных почвой. Опыт поставлен по схеме ПФЭ 2хII. Фактор А — освещенность растений, две градации: естественная и 30 %-ная. Фактор В — продолжительность воздействия длинного дня (ДД) в днях, II градаций (0,2,3,5,7,11,15,18,21,23,26 дней), что со-

ответствовало разворачиванию на побеге 6-го, половины 7-го, 7-го, половины 8-го, 8-го, половины 9-го, 9-го, половины 10-го, 10-го, половины 11-го, 11-го листа.

После появления всходов растения выращивали в условиях естественного длинного дня в течение 3-х недель до полного разворачивания пластинки 3-го листа. В этот день сосуды с растениями разделили на две серии. В первой серии растения подвергали воздействию короткого дня (КД) в течение 16 суток с момента полного разворачивания пластинки 3-го листа до полного разворачивания 6-го листа. Затем в соответствии с градацией фактора растения помещали на разные сроки в условия ДД. После окончания воздействия растения возвращали на режим КД до конца вегетации.

Во второй серии опыта растения после разворачивания пластинки 3-го листа переводили в условия КД и 30 %-ной освещенности до фазы 6-го листа. Затем при той же освещенности растения подвергали воздействию ДД в течение разных сроков. После окончания воздействия растения переводили на режим КД до осени.

На протяжении вегетации регулярно проводили фенологические наблюдения. В день смены фотопериодического режима при разворачивании очередных листьев препарировали верхушечные почки главного побега и фиксировали их в смеси Навашина. Строение конуса нарастания изучали на постоянных микротомных препаратах, полученных по общепринятой методике.

В качестве результативных признаков были приняты количество выколосившихся растений, даты колошения и цветения и состояние конуса нарастания (вегетативный или генеративный) у главных побегов.

Морфологическая характеристика растений и конуса нарастания главных побегов костреца по вариантам в зависимости от продолжительности пребывания на ДД при выращивании в условиях естественной освещенности в момент прекращения воздействия ДД представлена в табл. I. За время пребывания растений на режиме ДД на главном побеге развернулись 7-11 листья и на конусе нарастания заложилось в среднем 4,7 новых листовых зачатков. Высота растений за этот период увеличилась в среднем на 19 см.

С увеличением продолжительности воздействия ДД наблюда-

Таблица I

Морфологическая характеристика главного побега костра в момент прекращения воздействия ДД при естественной освещенности

Продолжительность воз действия ДД, дни	Дата прекращения воз действия ДД	Число развернувшихся листьев	Длина побега, см	Конус нарастания		Площадь среза точки роста, $\times 10^2$ мм ²	Номер пластичности хроны	Митотический индекс, %	Количество растений, имеющих конус нарастания, %	
				число листьев за-чатков	высота, мм				вегетативный	генеративный
0	04.07	6	19	5	400	52	15,8	5,9	780,0	120,0
2	06.07	пол.7	19	5-6	410	30	16,1	7,0	50,0	50,0
3	07.07	7	20	5-6	310	40	17,1	10,9	58,5	41,5
5	09.07	пол.8	22	5	367	29	16,7	12,7	98,0	42,0
9	13.07	8	22	6	460	50	19,0	14,2	25,0	75,0
II	15.07	пол.9	26	4	322	25	18,0	11,5	36,4	63,6
15	19.07	9	21	4-5	322	25	18,8	8,3	19,0	81,0
18	22.07	пол.10	24	4	302	31	18,8	8,9	43,0	57,0
21	25.07	10	25	4	307	18	19,3	11,2	53,3	46,7
23	27.07	пол.11	33	4	303	31	20,6	15,4	71,4	28,6
26	30.07	II	38	4	260	26	20,5	13,2	70,6	29,4

лась тенденция уменьшения размеров конуса нарастания и числа листовых зачатков на нем. Так, в фазу 6-го листа в момент перевода на ДД на конусе нарастания было, как правило, 5 листовых зачатков. В фазе II-го листа через 26 дней воздействия ДД конус нарастания главного побега у единичных растений имел лишь по 2-3 листовых зачатка и не превышал в высоту 200 мкм. Такие побеги в дальнейшем должны развиваться как удлиненные вегетативные (Мельникова, 1970).

Большинство просмотренных препаратов конусов нарастания, приготовленных в момент прекращения воздействия ДД, во всех грациях фактора В были вегетативными, но встречались уже и генеративные, находящиеся чаще всего на IV этапе органогенеза. Так через 9 длинных дней 75 % растений имели генеративные конусы нарастания. Это свидетельствует о завершении у них длиннодневной фазы индукции цветения.

За 26 длинных дней наблюдается постепенное увеличение митотического индекса клеток верхушечной меристемы главного побега (с 5,9 до 13,2 %). Известно (Миляева, 1975; Нугаред, 1976; Lyndon, 1977), что чем выше митотическая активность клеток, тем более подготовлен конус нарастания к генеративному состоянию. Повышение величины митотического индекса у растений говорит о том, что они проходят или уже прошли длиннодневную фазу индукции цветения и их конусы нарастания могут перейти к формированию зачаточного соцветия в год посева.

Полученные данные в серии опыта при второй грации фактора А (70 % затенение) сведены в табл.2. В день окончания воздействия растения при разных грациях фактора В отличались по длине главного побега, числу развернувшихся листьев на нем, размерам конуса нарастания и пластохронному возрасту. За период пребывания растений в условиях ДД, как и при естественном освещении, на побеге развернулись 7-II-й листья, а на конусе нарастания заложилось в среднем 4,6 новых листовых зачатков. Высота растений увеличилась на 17 см, митотический индекс на 5,3%.

Количество вегетативных конусов нарастания в день окончания воздействия ДД по всем грациям фактора В преобладает. Но присутствие также во всех вариантах генеративных конусов дает основание предположить, что затенение растений на 70 % полного

Таблица 2

Морфологическая характеристика главного побега костреча в момент прекращения воздействия ДД при 30 %-ной освещенности

Продол- жительность воздействия ДД, дни	Дата прекраще- ния дей- ствия ДД	Число развер- нувшихся листьев, см	Длина побега, см	Конус нараста- ния		Площадь среза точки роста $\times 10^2$ мм ²	Номер пласта- хрона	Митоти- ческий индекс, %	Количество расте- ний, имеющих ко- нус нарастания, %	
				число листо- вых за- чатков	высота, мм				вегета- тивный	генера- тивный
0	04.07	6	19	5	430	50	16,0	7,4	70,0	30,0
2	06.07	пол.7	23	5	400	50	15,7	9,1	80,0	20,0
3	07.07	7	23	5	386	44	16,8	11,8	61,0	39,0
7	11.07	пол.8	27	5	370	30	16,5	9,0	54,0	46,0
10	14.07	8	29	5	370	39	18,0	12,2	54,5	45,5
13	17.07	пол.9	29	5	310	39	17,2	10,5	37,0	63,0
16	20.07	9	35	4-5	323	27	18,0	9,0	57,0	43,0
20	24.07	пол.10	36	5	330	22	19,8	12,2	81,0	19,0
22	26.07	10	33	5	350	29	19,6	14,7	44,5	55,5
25	29.07	пол.11	35	4	290	26	20,4	13,4	53,5	46,5
27	31.07	11	36	4	305	34	20,6	12,7	68,5	31,5

освещения не препятствует прохождению длиннодневной фазы индукции цветения.

Сравнение табл. I и 2 показывает, что в среднем по фактору В высота растений была больше при снижении освещенности. На изменение размеров конуса нарастания и точки роста, а также пластохронного возраста освещенность растений не влияла. Возрастание митотического индекса при затенении идет медленнее, чем при естественной освещенности. Очевидно, по этой причине при снижении освещенности во время прохождения длиннодневной фазы индукции цветения количество растений перешедших в генеративное состояние было меньше.

Данные оценок состояния растений в конце вегетации при полной освещенности представлены в табл. 3. Увеличение продолжительности воздействия ДД достоверно увеличило количество выколосившихся растений и сократило продолжительность периодов от всходов до колошения и цветения. Полученные данные согласуются с ранее проведенными исследованиями (Киршин, 1972; Киршин, Стефанович, Жук, 1973; Стефанович, 1975).

Из табл. 3 также видно, что для выколашивания в год посева 60 % растений потребовалось воздействие 9ДД, а 84 % - 21ДД. Следовательно, у половины растений длиннодневная фаза индукции цветения завершается в течение 9 дней, а у большинства - в течение 21 дня.

Представляет интерес сравнение данных табл. I и 3 по варианту 9-дневного пребывания растений на режиме ДД. В начале воздействия ДД при фиксации 4 июля на побеге было в среднем 6 развернувшихся листьев и пластохронный возраст соответствовал 15,8. В день окончания 9-дневного воздействия ДД при фиксации 13 июля на побеге развернулась пластинка 8-го листа и на конусе нарастания заложился 19-й по счету листовой зачаток. Можно предположить, что критическая продолжительность длиннодневной фазы индукции цветения составляет 9 дней, что соответствует 2 филлохронам и 3,2 пластохрона.

Как видно из табл. 4, увеличение продолжительности воздействия ДД в сочетании с 70 %-ным затенением тоже приводит к увеличению длины главного побега, повышению количества выколосившихся растений и сокращению сроков наступления фаз колошения и цветения. В этой сери. 56 % растений потребовалось 10, а

Таблица 3

Влияние продолжительности воздействия ДД на генеративное развитие костреца в год посева при естественной освещенности

Продолжительность воздействия ДД, дни	Число развернувшихся листьев на главном побеге	Длина побега, см	Количество выколосившихся растений, %	Количество генеративных побегов в сосуде	Число дней от всходов до	
					колошения	цветения
0	10,0	19,5	4	0,2	86,0	-
2	11,8	34,4	24	1,2	71,2	88,0
3	9,6	28,1	32	3,2	66,1	86,1
5	12,0	28,6	24	3,0	74,2	100,5
9	12,2	33,1	60	8,8	74,8	98,7
11	12,4	32,9	68	6,4	77,1	96,6
15	12,8	31,5	76	10,0	78,1	106,5
18	12,4	38,6	76	14,4	72,5	93,3
21	12,5	45,7	84	11,8	74,2	89,6
23	12,3	58,1	84	8,4	72,5	102,1
26	11,3	61,9	56	7,8	69,8	98,9
FA	3,5	1,7 ^{нд}		176,6 ^{xxx}	3,5 ^{нд}	4,4 ^x
FB	2,7	16,5 ^{xx}		9,54 ^{xxx}	0,99 ^{нд}	0,99 ^{нд}
FAB	2,0	2,0 ^x		5,16 ^{xxx}	2,8 ^{xx}	2,06 ^x
Fx	2,2	8,3 ^{xxx}		15,4 ^{xxx}	1,97 ^{xx}	1,6 ^x

x - 0,95; xx - 0,99; xxx - 0,999; нд - недостоверно

Таблица 4

Влияние продолжительности воздействия ДД на генеративное развитие костреча в год посева при 30 %-ной освещенности

Продолжитель- ность воздей- ствия ДД, дни	Число развер- нувшихся лис- тьев	Длина побе- га, см	Количество выкосив- шихся рас- тений, %	Количество генеративных побегов в сосуде	Количество дней от всходов до	
					кошения	цветения
0	9,7	30,0	12	0,6	70,7	92,3
2	12,0	29,9	40	2,4	77,9	96,2
3	11,1	27,8	36	3,0	72,5	91,8
7	11,8	36,7	36	2,6	75,2	101,3
10	12,5	47,2	56	3,2	67,1	96,5
13	11,7	32,9	60	5,0	67,7	93,0
16	11,0	46,1	44	3,4	57,9	88,2
20	11,4	46,1	56	5,4	72,8	94,3
22	13,9	39,8	44	3,2	76,6	97,9
25	12,3	41,4	64	5,4	67,3	92,3
27	11,6	50,6	52	3,8	71,8	97,1
Г А	3,5 ^{нд}	1,7 ^{нд}		176,6 ^{хх}	3,5 ^{нд}	4,4 ^х
Г В	2,7 ^х	16,5 ^{хх}		9,54 ^{хх}	0,99 ^{нд}	0,99 ^{нд}
Г АВ	2,0 ^х	2,0 ^х		5,16 ^{хх}	2,8 ^х	2,06 ^х
Г I	2,2 ^х	8,3 ^{хх}		15,4 ^{хх}	1,97 ^{хх}	1,6 ^х

64 % - 25 длинных дней, чтобы они выколосились и зацвели в год посева. Таким образом, у половины растений длиннодневная фаза индукции цветения в условиях пониженной освещенности продолжается 10 дней, а у большинства растений 25 дней.

В день окончания 10-дневного воздействия ДД (табл.2) на побеге развернулась пластинка 8-го листа, а на конусе нарастания заложился 18-й по счету листовой зачаток. Следовательно, критическая продолжительность длиннодневной фазы индукции цветения в условиях затенения при выражении ее в единицах биологического времени соответствует 2 филохронам, как и при естественном освещении, и 2 пластохронам.

Сравнивая данные по генеративному развитию растений, находящихся в разных условиях освещенности (табл.3 и 4), можно заключить, что снижение освещенности при прохождении длиннодневной фазы индукции цветения костреца безостого уменьшает количество выколосившихся растений и количество образовавшихся генеративных побегов.

Таким образом, затенение растений на 70 % от полного дневного освещения не препятствует прохождению длиннодневной фазы индукции цветения, но незначительно растягивает ее по времени. Снижение освещенности во время длиннодневной фазы понижает процент выколосившихся растений в конце вегетации по всем грациям фактора В.

Выводы

1. Озимые формы костреца безостого обладают коротко-длиннодневной фотопериодической реакцией. Они переходят в генеративное состояние на первом году жизни после временного воздействия сначала коротким, а потом длинным днем.

2. Критическая продолжительность длиннодневной фазы индукции цветения составляет 2 филохрона или 3,2 пластохрона, что соответствует календарно 9 дням.

3. С увеличением продолжительности воздействия длинного дня увеличивается количество растений, перешедших в генеративное состояние и сокращаются сроки наступления фаз колошения и цветения.

4. Затенение растений на 70 % от полной освещенности не препятствует прохождению длиннодневной фазы индукции цветения, незначительно растягивает ее по времени, снижает процент выко-

лосившихся растений, но не влияет на листообразовательную деятельность конуса нарастания.

Литература

Кишкин И.К. Генеративное развитие растений костра безостого // Науч.-техн.бюл.Всесоюз.селект.-генет.ин-та. 1972. Вып.20. С.21-26.

Кишкин И.К., Стефанович Г.С., Жук М.И. Длина дня как экологический фактор перехода к цветению костра безостого // Экология. 1973. № 5. С.52-69.

Кишкин И.К., Стефанович Г.С. Критическая и оптимальная длина фотопериода для прохождения короткодневной и длиннодневной фаз индукции цветения костра безостого в год посева // Материалы по экологии и физиологии растений Уральской флоры. Свердловск, 1976. С.24-36.

Кишкин И.К., Стефанович Г.С., Спицына Л.В. Ювенильная фаза в развитии растений костра безостого // Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1976. С.3-13.

Кишкин И.К., Уткина И.Н., Балабичева О.В. Связь индуктивных процессов перехода костра безостого в генеративное состояние с органообразовательной деятельностью конуса нарастания побега // Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1980. С.16-28.

Кишкин И.К., Стефанович Г.С. Оценка двухфазности индукции цветения костреца безостого // С.-х. биология. 1983. № 5. С.69-73.

Мельникова М.Ф. Особенности строения листьев ортотропных и плагиотропных побегов костра безостого в связи с уровнем азотного питания: Автореф.дис. ... канд.биол.наук. Свердловск, 1972. 24 с.

Миляева Э.Л. Структура и функционирование апикальных меристем стеблей при переходе к цветению // Биология развития растений. М., 1975. С.183-197.

Нугаред А. "Меристема ожидания" у двудольных растений: поведение, происхождение, эволюция // Физиология и биохимия культ. растений. 1976. № 8. Вып.4. С.349-366.

Стефанович Г.С. К вопросу о длиннодневной фазе фотопериодической реакции костра безостого // Индукция цветения и мор-

фотенез монокарпических побегов травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1975. С.87-93.

Уткина И.А. Развитие побегов костреца безостого в год посева под влиянием фотопериодических воздействий // Ботаник. исслед. на Урале. Свердловск, 1985. С.94.

Heide O. Flowering requirement in *Bromus inermis* a short-long-day plant // *Physiol Plant.* 1984. V.62.N 1.P. 59-64.

Lyndon R.W. Interacting processes in vegetative development and in the transition to flowering at the shoot apex// Reprinted from the society for experimental biology symposium. 1977. N 31. P.221-350.